

Beobachtungen zur Biologie einiger Gerbillinen, insbesondere *Gerbillus (Dipodillus) dasyurus*, (Myomorpha, Rodentia) in Gefangenschaft

I. Verhalten

Von URSULA FIEDLER

Eingang des Ms. 1. 2. 1972

Einleitung

In der ethologischen Literatur über Nagetiere sind Arbeiten über die Rennmäuse (Gerbillinae) verhältnismäßig selten zu finden, wohl deshalb, weil diese Tiere Steppen- und Wüstenbewohner sind, die kaum oder nur wenig in Kontakt mit menschlichen Siedlungen oder Anbaugebieten kommen. Da sich solche Untersuchungen vorwiegend mit *Meriones*-Arten befaßten, kaum aber mit den als ursprünglich aufzufassenden *Gerbillus*-Arten, lag der Gedanke nahe, verschiedene Vertreter dieser Unterfamilie ethologisch und – soweit als möglich – auch allgemein biologisch vergleichend zu untersuchen. Die Beobachtungen wurden deshalb an zwei Arten aus dem Genus *Gerbillus*: *G. pyramidum* (Abb. 1b), *G. (Dipodillus) dasyurus* (Abb. 1a) und drei *Meriones*-Arten: *M. crassus* (Abb. 1d), als Vertreter der nordafrikanischen *Gerbillinen*, sowie an *Meriones tamariscinus* und *M. vinogradovi* (Abb. 1c) aus dem eurasiatischen Faunenbereich durchgeführt. Das Hauptaugenmerk dieser Arbeit war auf die Beobachtung des Fortpflanzungsverhaltens und der Jungenbetreuung gerichtet, weil diese Verhaltensweisen auch in Gefangenschaft sich nahezu unverändert beobachten lassen. Durch Vergleich mit der Literatur, vor allem mit den Arbeiten von PETTER, gelang es, wichtige Zusammenhänge für die allgemeinen Lebensbedingungen unter extremen ökologischen Verhältnissen aufzuzeigen.

Diese Arbeit, die auf Anregung des Leiters der Biologischen Station Wilhelminenberg entstand, wurde am I. Zoologischen Institut der Universität Wien als Dissertation angenommen. Ergänzende Beobachtungen zum sozialen Verhalten konnte ich im Tiergarten Schönbrunn machen. Daher gilt mein Dank Prof. O. KOENIG, der das erste Tiermaterial sowie die von ihm gedrehten Filme über die Geburt und Jugendentwicklung von *Dipodillus* zur Verfügung stellte, ferner Univ.-Prof. Dr. W. MARINELLI und Prof. A. STRENGER, die meine Dissertation am I. Zoologischen Institut betreuten, sowie der Leitung des Tiergartens Schönbrunn, insbesondere Direktor Dr. WALTER FIEDLER.

Für die Beschaffung von neuem Tiermaterial möchte ich ferner Univ.-Prof. Dr. G. HAAS von der Universität Jerusalem sowie Univ.-Prof. Dr. H. MENDELSSOHN (Tel Aviv), der die Tiere bestimmte, herzlich danken.

Systematik

Als Unterfamilie der Cricetidae (Muroidea, Myomorpha) umfassen die Gerbillinae 12 Genera mit insgesamt 78 Arten (ELLERMAN 1941; WALKER 1964). *Dipodillus* wurde zwar früher als eigenes Genus geführt (NEHRING 1901; ALLEN 1915; AHARONI 1932; BODENHEIMER 1937), ist aber nach der heute gültigen Revision dieser Gruppe nur als Subgenus von *Gerbillus* anzusehen (ELLERMAN und MORRISON-SCOTT 1951). ZAHAVI und WAHRMANN (1957) bezeichnen nur Tiere aus der engeren Verwandtschaft von *Dipodillus dasyurus* als zu diesem Subgenus gehörig.

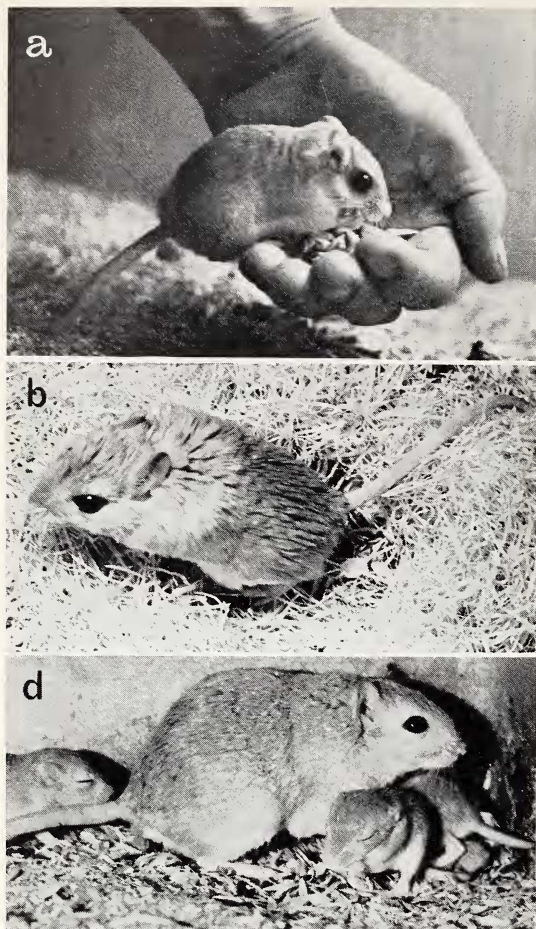


Abb. 1 a—c. Habitus von *Gerbillus* (*Dipodillus*) *dasyurus* (a); *Gerbillus* *pyramidum* (b); *Meriones* *vinogradovi* (c) (aus PETTER 1951 b) *Meriones* *crassus* (d)

Da es aber immer wieder zu Schwierigkeiten bei der Bestimmung der systematischen Zugehörigkeit lebender Tiere zu diesem Genus kommt, möchte ich nur auf zwei Methoden hinweisen; einerseits auf die zytologischen Untersuchungen als Hilfsmittel (ZAHAVI und WAHRMANN 1955, 1957, 1958) und andererseits auf das Fehlen bzw. Vorhandensein der Fußsohlenbehaarung, die nach PETTER (1961) ebenfalls herangezogen wird. Hingegen unterscheiden sich Gerbillinen sehr wohl nach anatomischen Merkmalen im Schädelbau sowie im Bau der Backenzähne; Vertreter der Gattung *Gerbillus* haben bewurzelte, bunodonte Molaren, während diese — als Zeichen höherer Spezialisierung — in den Gattungen *Meriones* und *Rhombomys* wurzellos und hypsodont ausgebildet sind (THENIUS und HOFER 1960). Außerdem sind zahlreiche Merkmale im übrigen anatomischen Bau als deutlicher Hinweis auf die engere Verwandtschaft mit den Hamsterartigen aufzufassen.

Verbreitung

Rennmäuse sind an das Leben auf extrem trockenen Böden gut angepaßt und daher fast ausschließlich in den Steppen-, Halbwüsten- und Wüstengebieten Eurasiens und Afrikas zu finden. Sie fehlen nur in den trocken-kalten Klimabereichen der Hochländer und Gebirge, wie im Himalaya oder in Tibet; ebenso scheinen sie die ständig feuchten Urwaldregionen innerhalb ihres Verbreitungsgebietes zu meiden (Kongo-Bekken). Deshalb treten sie auch nur höchst selten als Schädlinge in menschlichen An-

baugebieten auf (HEPTNER 1951; MEASROCH 1954; HOESCH 1964). Die hier untersuchten Arten findet man in folgenden Verbreitungsgebieten: *Meriones vinogradovi* (Heptner, 1931): im Nordwesten Persiens und in der östlichen Türkei (HEPTNER 1951; PETTER 1960). *Meriones tamariscinus* (Pallas, 1773): vom Unterlauf der Wolga bis Russisch-Turkestan, ausgenommen den südwestlichen Teil (ELLERMAN und MORRISON-SCOTT 1951), auch in der Dsungarei. *Meriones crassus* (Sundeval, 1842): ist in zahlreichen Unterarten über Nordafrika und den Vorderen Orient verbreitet, eine Unterart, *M. crassus sacramenti* kommt auch in Israel vor, allerdings nur selten im Gebiet südlich von Beersheva' (HAAS, briefl. Mitt.). *Gerbillus pyramidum* (Geoffroy, 1825): von Marokko über Ägypten bis Sinai (BODENHEIMER 1935; SETZER 1952; ELLERMAN und MORRISON-SCOTT 1951). Nach AHARONI (1932) und ZAHAVI und WAHRMANN (1957) soll es im Negev noch eine von der Nominatform abweichende Subspecies geben, die sich vor allem in den Chromosomenverhältnissen von diesen unterscheidet. *Gerbillus (Dipodillus) dasyurus* (Wagner, 1842): von vereinzelt Fundorten im nördlichen Arabien, Sinai und Palästina bis nach Mesopotamien, wo HARRISON (1956) im Irak eine neue Subspezies, *G. dasyurus mesopotamiae*, gefunden hat (WASSIF 1954).

Alle von mir beobachteten Gerbillinen, ausgenommen *Meriones crassus* und *M. vinogradovi*, deren Fundorte sich leider nicht mehr mit Sicherheit feststellen ließen, stammten aus der Negev-Wüste in Israel, aus der Umgebung von Bir Asluji, 35 km südlich von Beersheva', andere *G. dasyurus* waren in der Nähe von Jerusalem (HAAS, litt.) gefangen worden (Abb. 2).

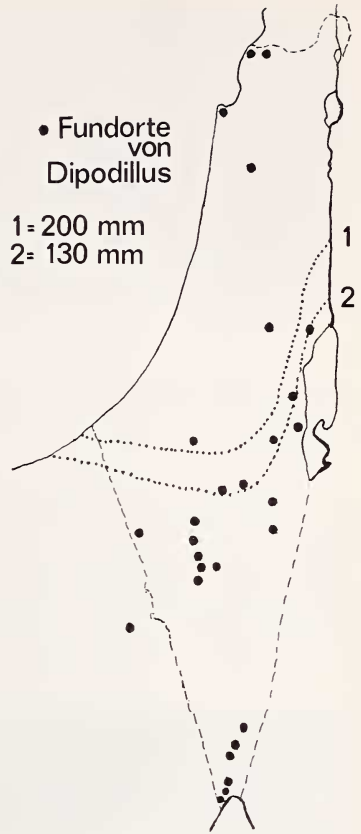


Abb. 2. Fundorte von *Gerbillus (Dipodillus) dasyurus* in Israel (verändert nach ZAHAVI und WAHRMANN 1958). Angaben in mm bezeichnen die jeweilige Jahresniederschlagsgrenze

Ethologie

Haltung und Beobachtung

Rennmäuse sind im allgemeinen recht anspruchslose Pfleglinge und die großen Sandratten (*Meriones*) werden ziemlich bald futterzahn und sind auch bald mit dem Pfleger vertraut. Zwergrennmäuse (*Gerbillus*) hingegen kommen in ihrem Verhältnis zum Menschen nicht über eine Futterzahntheit hinaus; nur ein älteres *Dipodillus*-Weibchen hatte sich daran gewöhnt, auf der Hand des Pflegers zu klettern, ließ sich aber nicht anfassen.

Die meisten Tiere waren in mittelgroßen Terrarien untergebracht (30×50 cm Bodenfläche), außerdem hatte ich für *Dipodillus* ein ca. 2 m langes und 0,4 m breites dreiteiliges Glasterrarium zur Verfügung. 2 Pärchen *Meriones crassus* konnte ich versuchsweise in einem 3 × 4 m großen Gehege für Baumstachelschweine im Tiergarten Schönbrunn unterbringen. Als Einstreu wurde bei *Dipodillus* Sand, bei *Meriones*-Arten Torfmoos oder Sand verwendet. Holzkisten, übereinander geschichtete Felsplatten sowie Einsiedelgläser dienten als Versteck. In den Terrarien für *Dipodillus* hatte ich auch noch Zweige und Äste fixiert, auf denen die Tiere sehr gerne kletterten.

Das Futter bestand aus einer Mischung von Sonnenblumenkernen, Nüssen aller Art, Obst und Salat; *Dipodillus* erhielten zusätzlich noch Weichfutter und so oft wie möglich lebende Insekten. Allen Tieren wurden in regelmäßigen Abständen Vitaminzugaben ins Futter gemischt. Ihren Flüssigkeitsbedarf decken Rennmäuse hauptsächlich aus der im Futter enthaltenen Feuchtigkeit; Wasser als fein versprühte Tropfen leckten sie gerne. Aus Gefäßen lernten nur wenige trinken und schütteten diese zu.

Für die Schwarz-Weiß-Aufnahmen wurde eine Kleinbildkamera mit Normaloptik (3,5/50 mm) und ein Teleobjektiv (3,5/180 mm) sowie ein Elektronenblitz ($1/1000$ sec) verwendet.

Allgemeines

Wie die meisten Nagetiere zeigen auch die Rennmäuse in ihrem Verhaltensinventar alle jene Verhaltensweisen, die dem Schema für Nagetiere entsprechen (EIBL-EIBESFELDT 1957 a, b). Einiges Allgemeine ist zwar bereits über das Verhalten von Gerbillinen bekannt (EIBL-EIBESFELDT 1951 b; PETTER 1952, 1955 a, 1955 b; RAUCH 1956; KIRCHSHOFER 1957; SALZMANN 1963), doch fehlte bisher eine gründliche, vergleichende Beobachtung.

Verhaltensinventar von *Gerbillus (Dipodillus) dasyurus* (Wagner, 1842)

Außer durch *Gehen* und *Laufen* können sich die Tiere kurzfristig auch durch bipede, horizontale *Fluchtsprünge* fortbewegen, wobei sie mit ihren langen Schnurrhaaren — wie Springmäuse (*Jaculus*) oder Känguruhratten (*Dipodomys*) — den Boden abtasten. Zwischendurch werden immer wieder Trippelschritte im Kreuzgang eingeschaltet. Bipedes *Springen* in die Höhe dient der Erreichung höher gelegener Standorte und tritt mitunter als Stereotypie auf.



Abb. 3. *Gerbillus (Dipodillus) dasyurus* beim Klettern im Geäst. (Beachte Stellung der Zehen)

Außerdem vermögen die Tiere auch sehr geschickt auf Ästen und schmalen Felskanten zu *klettern* (Abb. 3), im Gegensatz zu echten Baumkletterern, wie Zwergmäusen (*Micromys*) können sie sich aber nicht mit dem Schwanz im Geäst verankern, sondern benützen diesen höchstens zum Abstützen gegen den Untergrund. Dieses angeborene Verhalten zeigen schon die fünf Tage alten Jungtiere in ihren Elementen, wenn sie trachten, in engen Spalten mit Hilfe der Hinterbeine hochzu-

klimmen. Das Graben tritt beim Jungtier zuerst als unkoordinierte Instinktbewegung auf und wird — abgesehen vom zweckentsprechenden Baugraben — als geeignetes Fortbewegungsmittel beim Flüchten verwendet (Abb. 8.) Außerdem kann es als Drohgebärde auftreten oder als Übersprungbewegung. Beim *Anpirschen* an ein Beutetier kriechen *Dipodillus* in charakteristischer Weise mit eng an den Boden gepreßtem Bauch langsam im Kreuzgang.

Zu den *Komforthandlungen* gehören neben dem Putzen auch verschiedene Arten von Ruhestellungen (Abb. 4), wie sie viele unterirdisch lebende Säugetiere zeigen. Dabei ruhen die Tiere ausgestreckt in Bauchlage, auf der Seite oder auf dem Rücken liegend, und nehmen auf diese Weise auch gerne *Sonnenbäder* (in Gefangenschaft unter einer Wärmequelle). Das *Putzen* wird mehrmals am Tage gründlich ausgeführt und entspricht in seinen Teilhandlungen vollständig jenem Verhalten, wie es von den meisten Nagern bekannt ist (Abb. 5). *Fellschütteln*, meist im Anschluß an das Putzen,

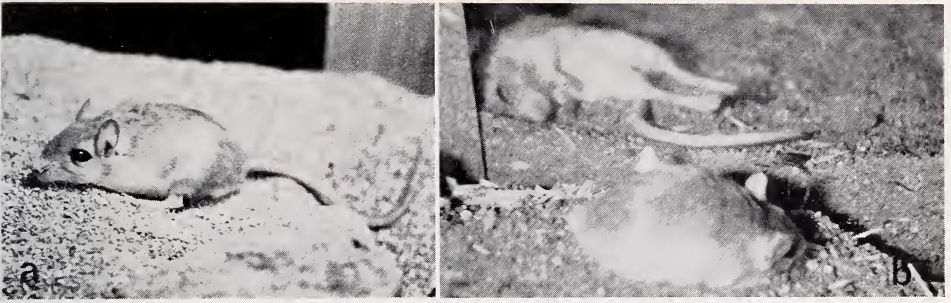


Abb. 4 a und b. *Gerbillus (Dipodillus) dasyurus*. Ruhestellungen

tritt auch häufig als Übersprungbewegung (Drohgebärde) auf. Zum *Sandbaden* scharren die Tiere eine flache Grube, werfen sich auf die Seite und reiben Schultern und Flanken langsam gegen die Unterlage; zum Abschluß drehen sich die Tiere auf den Rücken und vollführen dabei zwei bis drei rasche Schlängelbewegungen. Beim *Morgentraining* treten folgende Verhaltensweisen in immer gleichbleibender Reihenfolge auf: Dehnen und Rückenhochwölben, Niederdrücken des Vorderkörpers, paarweises Strecken der Vorderbeine, Steifmachen und Nachziehen der Hinterbeine sowie Schreitstrecken, Fellschütteln und Putzen. Flüchtiges Schnauzenputzen, das oft nur mit einer Hand ausgeführt wird, Putzen des Schwanzendes, Gähnen und Schreitstrecken treten auch übersprungsweise auf.

Für Harn- und Kotabscheidungen, die sehr gering, ausgesprochen wasserarm und

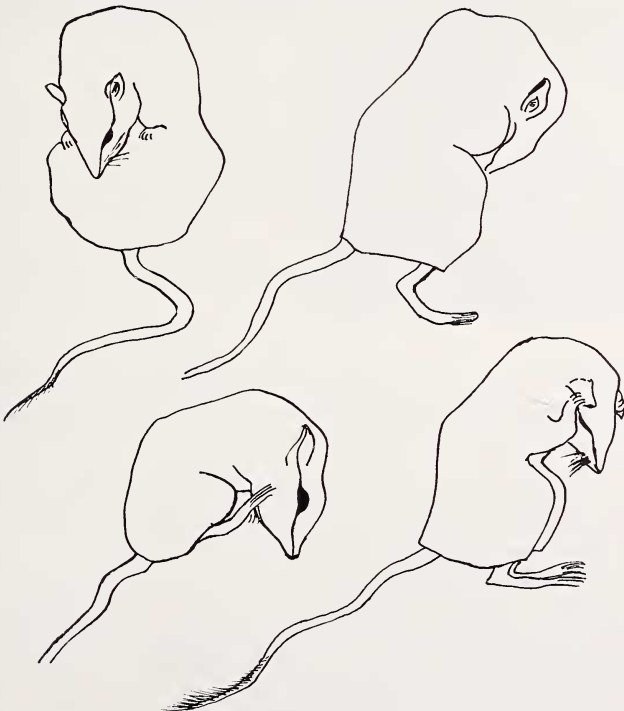


Abb. 5. *Gerbillus (Dipodillus) dasyurus*. Stellungen beim Putzen. (Zeichn. nach eigenen Photos)

nahezu geruchlos sind, wird eine flache Grube gescharrt und nach Absetzen der Exkreme wieder zugeschüttet. Es gibt wohl keine bestimmten Plätze dafür, doch setzen die Tiere ihren Harn meist an bevorzugten Punkten ab.

Für die Beschaffung von Sämereien aller Art dienen zwei Verhaltensweisen: das *Scharren* und das *Einholen* von Fruchtständen mit beiden Händen. Dazu richten sich die Tiere auf den Hinterbeinen auf, beugen die Fruchtstände zu sich herunter, und beißen diese dann an der Basis ab. Manchmal versuchen sie auch auf den Halmen kletternd dorthin zu gelangen. Dieses Einholen beschrieb EIBL-EIBESFELDT (1951b) von *Meriones persicus*; dort war es allerdings nur selten vollständig zu beobachten. Gelingt es den Tieren nicht, durch Einholen oder Klettern ihr Futter zu erreichen, dann beißen sie einfach die Halme der Fruchtstände knapp über dem Boden ab und tragen sie in den Bau ein. Das *Eintragen* zerfällt in zwei Teilhandlungen, das *Ein-schleppen* größerer Nahrungsbrocken oder von Genistballen mit Hilfe der Hände und Schneidezähne im *Maultransport*, wobei die Tiere nicht selten streckenweise auf beiden Hinterbeinen aufrecht gehen, und den *Lippentransport*. Hierbei werden die Lippen hinter die Incisiven zurückgeschoben und in dem so entstandenen Zwischenraum tragen sie geschlichtete Samen hoch erhobenen Kopfes als Futter ein. Halme und anderes Genistmaterial werden — wie auch bei *Meriones persicus* — *gehäckselt* und als Einstreu in den Bau geschleppt (Abb. 6).

Nach dem *Aufspüren* und *Anschleichen* an ein Beuteobjekt wird dieses mit erstaunlicher Treffsicherheit angesprungen und durch einen gezielten *Nackenbiß* blitzschnell getötet (Abb. 7). Kleinere Insekten erfassen die Tiere rasch mit beiden Händen. Die Beute wird vom Kopf her angefressen, dann wird der Darm herausgezogen und verzehrt; bei Heuschrecken wurden auch Flügel und Beine benagt, aber nicht gefressen. Verwundete Insekten werden auf den Boden niedergedrückt und fixiert, wobei das starke Zappeln des Beutetieres noch stimulierend zu wirken scheint. Auf welcher Altersstufe dieser Komplex von Instinkthandlungen voll ausgereift ist, war nicht mit Sicherheit zu ermitteln. Jedenfalls zeigten dieses Verhalten in gleicher Weise sowohl erwachsene Wildfänge als auch in Gefangenschaft geborene Junge.

Beim *Gang-Graben* (Abb. 8) wird nach 10 bis 15 Scharrbewegungen mit den Vorderbeinen 1- bis 2mal mit den Hinterbeinen kräftig ausgeschleudert und durch gleichzeitige Fersendrehung nach außen das Nachrinnen des feinen Sandes in die eben entstandene Öffnung verhindert. Graben die Tiere in einer engen Spalte, so ist dieser Rhythmus etwas anders: es wird schon nach 3 bis 4 Scharrbewegungen mit den Vorderbeinen ausgeschleudert; der Kopf wird vorgestreckt und waagrecht gehalten, die Ohren liegen eng angepreßt am Kopf, der Schwanz ist leicht vom Boden abgehoben. Mit schaufelnden Bewegungen beider Vorderbeine *schieben* die Tiere so den angesammelten Sand aus dem Bau *hinaus*, wie es auch *Meriones persicus* tun (EIBL-EIBESFELDT 1951b). Durch *Hebeln*, wobei mit Stirne und Nasenrücken unter leichtem Anheben des Kopfes gelockertes Erdmaterial in die Wand eingearbeitet wird, können *Dipodillus* auch ihre Einschlupflöcher bei Kälteeinbruch verstopfen; dieses Verhalten zeigen die blinden Jungtiere schon während der ersten Lebensstage.

Nestbauverhalten zeigen Tiere beiderlei Geschlechtes, besonders deutlich aber trächtige Weibchen. Nachdem die Tiere eine Nistmulde ausgehoben haben, treten bei der Ausgestaltung des Nestes folgende Instinkthandlungen auf: das Nistmaterial wird zerspleißt und gehäckselt, großflächige Stücke werden zurechtgenagt (*Herrichten*). Nach dem Eintragen, wobei auch *Stopfen* und *Bündeln* auftreten (EIBL-EIBESFELDT 1951a), beginnen die Tiere mit schaufelnden Bewegungen der Vorderbeine und unter ständigem Hebeln einen lockeren Wall um sich aufzuschichten, der dann mit den Vorderbeinen gegen die Höhlenwand hin festgestopft wird (*Tapezieren*). Säugende Weibchen scharren vor dem Verlassen des Baues über ihren Jungen lockeres Nistmaterial zusammen; ein ähnliches *Zudecken* zeigen die Tiere auch als Eigenverhalten, indem sie



a



b



c

Abb. 6 (oben links). *Gerbillus (Dipodillus) dasyurus* beim Herrichten des Nistmaterials

Abb. 7 a-c (rechts). *Gerbillus (Dipodillus) dasyurus*. Töten und Verzehren einer Heuschrecke

Abb. 8 (unten links). *Gerbillus (Dipodillus) dasyurus*. Stellung beim Graben

sich ein paarmal im Kreise drehen, so daß das derart gelockerte Nistmaterial schließlich über ihnen zusammenfällt. In unregelmäßigen Zeitabständen wenden sie auch das Nistmaterial, tragen es auch mitunter für kurze Zeitspanne nach draußen und holen es dann wieder ein.

In den Bereich des territorialen Verhaltens gehört zuerst einmal das *Erkunden* des neuen Lebensraumes, wobei das Tier alle seine Sinnesorgane anstrengt, um sich mit allen Einzelheiten seiner neuen Umgebung vertraut zu machen. Nach und nach entfernen sie sich immer weiter vom Startpunkt und prägen sich auf solchen Erkundungsgängen die Topographie ihres neuen Territoriums ein (siehe auch SHILLITO 1962). In dreifacher Art und Weise wird das neue Revier markiert: *optisch* durch symbolisches *Drohgraben* entlang der Territoriumsgrenze, *akustisch* durch *Trommeln* mit beiden Hinterbeinen gegen den Untergrund, sowie *olfaktorisch* mit Hilfe einer duftenden Talgabsonderung aus einem flächigen Drüsenbereich in der Nabelgegend. Durch das Klopfen mit den Hinterbeinen wird eine „Strophe“ von Geräuschen er-



Abb. 9. *Gerbillus (Dipodillus) dasyurus*. Kampfstellung

zeugt, die sich in Frequenz und Tonhöhe deutlich von jenen anderer Gerbillinenarten unterscheidet; die mit Sekret markierten Plätze im Revier sind als dunkle Flecken deutlich zu sehen und strömen einen intensiven Geruch aus. Beim *Markieren* bewegen sich die Männchen im Kreuzgang kriechend langsam vorwärts, drücken dabei den Bauch eng gegen die Unterlage und verstreichen

so das Sekret. Alle drei genannten Markierungsweisen können im Übersprung — im Grade höchster Erregung — vor allem aber bei der Partnerwahl wiederholt auftreten.

In der Konfrontation mit Artgenossen zeigen *Dipodillus* (Abb. 9) *Sichern*, *Fellsträuben*, *Schwanzzittern*, *Trommeln*, *Drohgraben* und *Markieren*. Lebhaftes Vibrisenspiel, intensives Horchpeilen und Sträuben der Nackenhaare, das sich späterhin auf die gesamte Rückenpartie fortsetzen kann, zeigen den höchsten Erregungsgrad an. Die körperliche Kontaktnahme beginnt mit der Schnauzenkontrolle, setzt sich über Kopf und Flanken bis zum Analsbereich fort, und geht schließlich in das typische *Kreiseln* und *Breitseitdrücken* über, dem meist das Aufrichten in Kampfstellung folgt. Unter ständigem *Abschätzen* (= Intentionsbewegung zum Absprung) und dem für alle Gerbillinen charakteristischen *Pfotentrommeln* bekämpfen die Gegner einander mit kurzen aber kräftigen Schlägen der Vorderextremitäten, wobei sie sich mit trippelnden Schritten auf den Hinterbeinen im Gleichgewicht halten. Mit zunehmender Heftigkeit gehen beide zum Ringkampf über, wobei sie die Arme ineinander verschränkt haben. So entsteht schließlich jene für Gerbillinen charakteristische hochritualisierte Form des Kampfverhaltens, das LATASTE (1837) erstmals bei *Dipodillus* beobachtete und beschrieben hat. Führt diese Kraftprobe nicht die Entscheidung herbei, so kommt es zum *Beißkampf*, wobei die Gegner einander mit Bissen in Schnauze und Schwanzwurzel traktieren. Unter Gefangenschaftsbedingungen kann dies sogar zum Tode des Schwächeren führen. In der Regel dauern diese Entscheidungskämpfe aber nicht lange und der Unterlegene geht in *Demutstellung*. Mit einer plötzlichen Senkung des Kopfes und Drehung des Oberkörpers in halb aufrechte Stellung bietet er Kehle und Flanke dem Angreifer dar; die Ohren sind fest angelegt, die Augen geschlossen. Um seine endgültige Unterwerfung anzuzeigen, dreht sich der Unterlegene entweder auf den Rücken oder er bietet in aufrechter Stellung dem Sieger seine Bauchseite dar, was mit ziemlicher Sicherheit beim Angreifer die Beißhemmung auslöst. Alle Kämpfe werden von lautem Kreiseln in langgezogen, hohen Tönen begleitet.

Bei der Begegnung mit Vertretern anderer Gerbillinenarten waren nur jene Verhaltensweisen zu beobachten, wie sie auch Artgenossen gegenüber gebräuchlich sind. Als eine auf den Freißfeind gemünzte Verhaltensweise kann man das *Autotomieren*, also das Abreißen der Schwanzhaut oder ganzer Schwanzteile, ansehen.

In Zusammenhang mit der Paarbildung zeigt das Männchen zwischen seinen Versuchen zur körperlichen Annäherung an das Weibchen diesem in auffallender Weise immer wieder den Eingang des von ihm geschaffenen Baues, bis es ihm nach anfänglichem Sträuben auch dorthin folgt. Geruchliche Kontrolle, *soziales Putzen* und *Speicheltrinken* leiten die eigentliche Paarbildung ein. Dabei geht die Aufforderung

hierzu abwechselnd von jedem der Partner aus. So wie das Speicheltrinken, das als typisch kindliche Verhaltensweise in das Paarungszeremoniell übernommen wurde, stellt auch der *Wangengruß* zwischen erwachsenen Tieren oder zwischen Jungen und Eltern eine ritualisierte Form dieser ursprünglichen Instinkthandlung dar. Hierbei tippen die kontaktsuchenden Tiere einander nur flüchtig an die hellen Flecken in der Wangen- und Schnauzenregion des Partners.

Das eigentliche Paarungsvorspiel beginnt mit dem *Treiben* (Abb. 10) des spröden Weibchens durch das Männchen. Die Männchen folgen dabei anscheinend der Duftspur des Weibchens in großer Erregung, die sich im Vibrissenzucken, Horchpeilen und endlich im Eintreten des Descensus testis manifestiert. Nach anfänglichem symbolischen Wegtreten läßt das Weibchen während der letzten Phase des Treibens das Männchen immer näher herankommen, duldet auch dessen wiederholte Analkontrollen, bis es schließlich seine unmittelbare Paarungsbereitschaft durch die charakteristische Stellung der Lordosis anzeigt. Im Anschluß daran erfolgt dann die Kopula (Abb. 11).

Nach einer Tragzeit von 29 bis 31 Tagen werden in der Regel 4 Junge geworfen, deren Betreuung bei *Dipodillus* fast ausschließlich Sache des Weibchens ist. Die folgende Beschreibung vom Verhalten während der Geburt stammt aus den Protokollen der Filme E 605 und E 606 (KOENIG 1960).

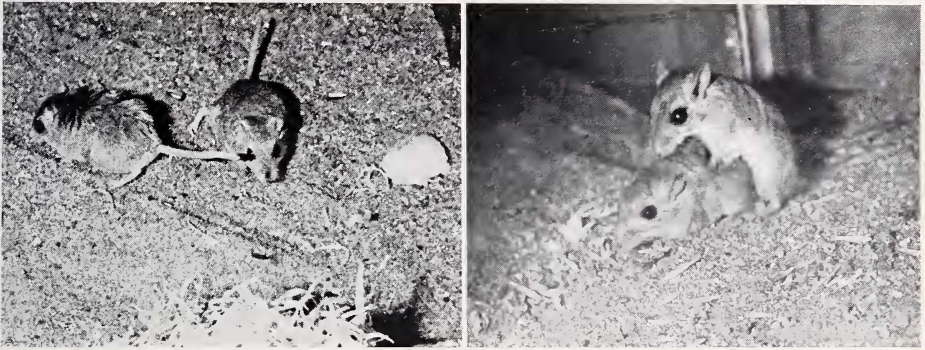


Abb. 10 (links). Gerbillus (*Dipodillus*) *dasyurus*. Paarungsvorspiel: ♀ zeigt mit „Wegtreten“ Sprödigkeitsverhalten. — Abb. 11 (rechts). Gerbillus (*Dipodillus*) *dasyurus*. Kopula

Zu Beginn des Filmes kann man am trächtigen Weibchen deutlich die Kontraktion der Bauchmuskulatur während der Wehen beobachten. In der Austreibungsphase verharrt das Tier dann in sitzender Stellung. Sobald ein Junges geboren ist, befreit es die Mutter von den letzten Embryonalhüllen, nabelt es ab und veranlaßt das Neugeborene durch Massage des Kopfes mit Krallen und Zähnen zum ersten Atemzug. Bis das Junge fähig ist, die Körperpflege selbst auszuführen, wird es ständig von der Mutter saubergehalten. Die Abgabe von Kot und Harn fördert sie durch intensives Belecken des Bauches. Wie alle Nagetiere tragen auch *Dipodillus* die Jungen im Maultransport ein, wobei sie sie an einer beliebigen Körperstelle erfassen und diese daraufhin sofort in Tragstarre verfallen. Beim Säugen steht oder sitzt die Mutter meist über ihren Kindern. Von den ersten Lebenstagen an veranlaßt sie ihre Kinder zum Speicheltrinken. Dabei hält sie den Kopf eines Jungen zwischen ihren Vorderbeinen und beleckt so lange dessen Schnauze, bis das Junge sein Maul öffnet und seinerseits bei der Mutter Speichel trinkt. Die Schluckbewegungen des Jungen sind dabei deutlich zu sehen.

Jugendentwicklung von *Dipodillus dasyurus* in den ersten drei Lebenswochen

Die folgende Zusammenstellung bietet nur einen vorläufigen Überblick über die wesentlichsten Abschnitte der Jugendentwicklung, da diese solitär lebende Art in Gefangenschaft nur selten zur Fortpflanzung gebracht werden kann (MENDELSSOHN; WAHRMANN litt.). Als wertvolle Grundlage hierfür bot sich die Auswertung des Filmmaterials von KOENIG an, das soweit als möglich durch eigene Beobachtungen ergänzt

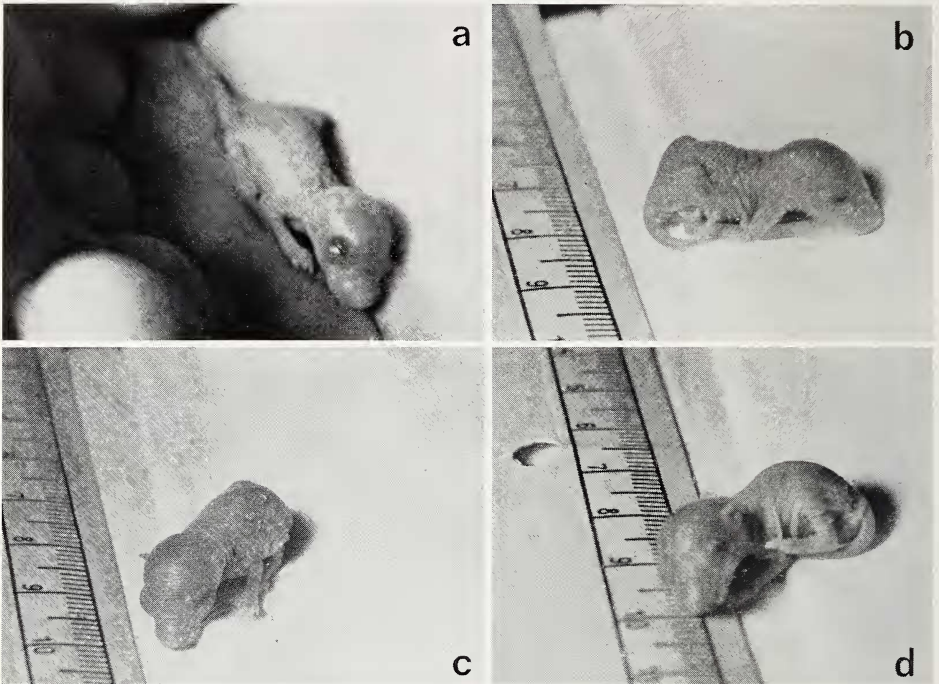


Abb. 12 a-d. *Gerbillus (Dipodillus) dasyurus*. 3 bis 4 Tage altes Junges. Beachte einfach aufgefaltete Ohrmuschel (c) sowie Putzbewegung mit dem Hinterbein (d)

worden ist. Die Tiere sind gegen Störungen sehr empfindlich, weshalb ich an Hand der wenigen beobachteten Würfe (4) keine vollständigen Tabellen über Wachstum und Gewichtszunahme aufstellen konnte. Da es aber meines Wissens bis jetzt keine Beschreibung von Zuchten gibt, seien diese Beobachtungen trotz ihrer Unvollständigkeit gebracht.

Bemerkungen zum Verhalten von *Meriones vinogradovi* (Heptner, 1931)

Diese Art zeigt in ihrem Verhalten weitgehende Übereinstimmungen mit jenem anderer *Meriones*-arten einerseits und den solitär lebenden *Dipodillus* andererseits. Dies läßt — abgesehen von dem allen Nagetieren gemeinsamen Grundkatalog an Verhaltensweisen — auch auf gruppenspezifische Gemeinsamkeiten im Verhaltenskatalog bei allen Gerbillinen schließen. Da es bisher in der Literatur kaum Hinweise auf das Verhalten von *M. vinogradovi* gibt, seien hier ausschließlich jene Verhaltensweisen angeführt, die man als artspezifisch ansehen muß. Im Gegensatz zu anderen *Meriones*-Arten sind *M. vinogradovi* teilweise omnivor und zeigen daher auch Verhaltensweisen beim

Zusammenstellung über die Jugendentwicklung von *Dipodillus dasyurus*

Tag	Körpermerkmale	Verhalten
1. d	Haut graurosa und unpigmentiert, haarlos. Ohrmuscheln, Finger und Zehen verlötet. Gekrümmte Körperhaltung; Schwanz gegen die Bauchdecke eingerollt. Augenbulbus als dunkel pigmentierte Wölbung durch die geschlossenen Lider durchscheinend. Schädelnähte (Fontanelle) und Eingeweide durch die Haut scheinend. Nabel noch zu sehen.	Suchpendeln, Trinken, Milchtritt. Drehen um Körperachse. Piepsen und Rückenlage als Säuberungsaufforderung.
2. d	Haut hellrosa. Tasthügel für Sinneshaare an Kopf, Hand- und Fußwurzel.	Drehen in Bauchlage schwerfällig. Unterkriechen bei Geschwistern (Abb. 12 a).
3. d	Vibrissen als feine Härchen sichtbar. Bei 2 Jungen Ohrmuscheln einmal aufgefaltet; bei allen die lateralen Finger gelöst (Abb. 12 c).	Kreischen, Krabbeln, Umdrehen. Aufrichten des Vorderkörpers. Saugen an vorstehenden Körperteilen der Geschwister.
4. d	Rücken leicht pigmentiert und fein behaart, Schwanz leicht geknickt und halb ausgestreckt. Ohrmuscheln bei allen einmal aufgefaltet; laterale Zehen gelöst.	Koordiniertes Kreuzgangkriechen. Unruhe, wenn nicht in Hautkontakt mit Geschwistern oder Mutter. Speicheltrinken bei Mutter (Abb. 12 d).
5. d	Rücken dunkel gefärbt, Bauchseite rosa. Ohren zum zweitenmal aufgefaltet, Gehörgang noch verschlossen. Nackte Fußsohlen trotz einer vollständigen schütterten Körperbehaarung.	Treten mit allen vier Extremitäten. Putzen mit Vorderbeinen. Strampeln, Gähnen, Zucken im Schlaf. Hochstemmen des Vorderkörpers.
7. d	Gelblich kurzes Fell dorsal, ventral weiße Behaarung; weiße Flecken um Ohr, Schnauze und Kinn sowie Analfeld. Lidspalt dunkel pigmentiert. Fußsohlen mit starken Schwielen zwischen Mittelfuß und Ferse. Schwanz leicht behaart und gestreckt getragen; alle Finger und Zehen gelöst.	Rasches Kriechen, Streben nach dunklen Stellen. Klettern: abwechselnd mit Stemmen mit den Hinterbeinen (V-förmige Stellung) und Hochziehen mit Vorderbeinen. Schwanzbalance. Ohrkratzen (zum Putzverhalten). Sitzen auf Hinterbeinen mißlingt.
9. d	Dichtes gelbliches Fell. Ohren anliegend, Ohrtrand mit dunklen Grannen eingesäumt. Strichrichtung nach caudad, nur am Kopf noch Schopfbildung über der Cervikalnaht. Entwicklung der Wangenzeichnung.	
11. d	Kindliche Kopf- und Körperproportionen verändern sich langsam.	Laufen mit Schwanzbalance. Nagen an Futterstücken. Sitzen auf Hinterbeinen. Schlafen in Rückenlage.
12. d	Dichter sandfarbener Pelz mit dunklen Grannen, besonders an der Schwanzspitze. Hand- und Fußflächen bleiben unbehaart. Gesichtszeichnung ähnlich wie bei den Erwachsenen. Kindliche Kopfform.	

Fortsetzung umseitig

Zusammenstellung über die Jugendentwicklung von *Dipodillus dasyurus*
(Fortsetzung)

Tag	Körpermerkmale	Verhalten
13.—15. d	Augenöffnen. Schneidezähne schon alle durchgebrochen. Bauchdrüsenfeld als dunkle Linie zu sehen.	Beginnendes Neugierverhalten. „Spiele“ der Jungtiere.
17.—19. d	Sehende Jungtiere mit adulter Zeichnung.	Bewegungsdrang. Fluchttrieb reift aus (Flohstadium). Junge werden noch immer ins Nest eingetragen; beginnen selbst Futter einzutragen.

Beutefang, die weitgehend mit jenen bei *Dipodillus* übereinstimmen. Alle übrigen von EIBL-EIBESFELDT für *M. persicus* beschriebenen Handlungen des Nahrungserwerbes zeigen auch *M. vinogradovi*, doch fehlt ihnen das „Einholen“.

Bei der Anlage eines Baues bzw. des Nestes verfahren sie ebenfalls ähnlich wie *Dipodillus*; Graben als Fortbewegungsart konnte ich nicht beobachten, doch ist das „Stopfen“ bei der Aufbereitung des Nistmaterials deutlicher als bei *Dipodillus* zu beobachten, das „Wenden“ war nicht mit Sicherheit festzustellen.

Bei *M. vinogradovi* besitzen sowohl Männchen wie Weibchen eine Markierungsdrüse. Das Markieren spielt auch im Verkehr der Familienmitglieder untereinander eine große Rolle. Artfremden Tieren im Revier gegenüber verhalten sie sich unterschiedlich: sie sind tolerant gegen kleine Gerbillinen und vertragen sich auch gut mit anderen *Meriones*-Arten. *Meriones crassus* sah ich einmal die arteigene Kampftechnik, das „Boxen“, einem fremdartigen Mitbewohner (*Coöndu prehensilis*) gegenüber mit Erfolg anwenden (Abb. 20 d).

Den Artgenossen gegenüber zeigen sie ähnliches Verhalten, wie es schon bei *Dipodillus* beschrieben wurde; der „Boxkampf“ ist die arteigene Kampftechnik. *Zähnewetzen* als Ausdruck höchster Erregung und Kampfbereitschaft konnte ich — im Gegensatz zu EIBL-EIBESFELDT — weder bei *M. vinogradovi* noch bei anderen *Meriones*-Arten beobachten.

Im Paarungsverhalten zeigen sich nur geringfügige Unterschiede gegenüber *Dipodillus*, wohl aber im Verhalten bei der Geburt der Jungen und in bezug auf deren Betreuung. Beim Weibchen macht sich einige Tage nach der Kopulation eine verstärkte Aggression gegen das Männchen bemerkbar. Dieses darf wohl beim Nestbau helfen, wird aber unmittelbar nach der Geburt nicht bei den Jungen geduldet — im Gegensatz zu *M. crassus* und *M. tamariscinus*.

Leider konnte ich Geburt und Abnabeln der Jungen nicht beobachten. Die Betreuung des Wurfes hingegen dürfte — zumindest bei den *Meriones*arten — annähernd gleich wie bei *Dipodillus* verlaufen; auch hier kann man Speicheltrinken und intensive Betreuung des Neugeborenen beobachten.

Bemerkungen über die Verwendung und den Leistungsbereich der Sinnesorgane

Als größtenteils dunkelaktive und unterirdisch lebende Säugetiere weisen die Gerbillinen kennzeichnende Besonderheiten in Bau und Leistungsvermögen ihrer Sinnesorgane bzw. dem damit in Zusammenhang stehenden Ausdrucksverhalten auf.

So ist der *Tastsinn* bei ihnen gut ausgebildet. Über den ganzen Körper verteilt findet man Sinushaare, die im Kopfbereich, aber auch an Hand- und Fußwurzeln in

kleinen Gruppen stehend, aus dem übrigen Fell herausragen. Die langen Schnurrhaare sind in vier Reihen von unterschiedlicher Länge an der Oberlippe angeordnet und dienen neben dem Abtasten des Bodens auch der Prüfung unbekannter Gegenstände. Rhythmisches Vor- und Zurückschnellen der Vibrissen ist als stimmungsabhängiges Ausdrucksverhalten bei allgemeiner Erregung, insbesondere aber beim Aufnehmen fremder Gerüche zu beobachten.

Der *Geruchssinn* umfaßt einen weit gestreuten, differenzierten Leistungsbereich, wie Aufspüren von Nahrung, von Feinden und spielt auch bei der Kontaktnahme mit Artgenossen eine ausschlaggebende Rolle, da diese Rennmäuse sehr empfindlich auf die Duftmarken von Artgenossen, aber auch von artfremden Tieren im Revier reagieren. Ekelerregende Düfte, wie Methylbenzoat oder der Geruch von Küchenschaben veranlaßt sie zu heftigem Niesen und Pfotenschütteln („Ekelgebärde“). Beim Verzehren der Nahrung wird die sehr bewegliche Nasenhaut in regelmäßigen Abständen vorgeschoben und zurückgezogen, wie dies KOENIG (1960) vom Siebenschläfer als eine lustbetonte, zusätzliche Nahrungskontrolle beschreibt.

Wie gut differenziert der *Geschmackssinn* ausgebildet ist, war nicht mit Sicherheit festzustellen, denn die Tiere ließen bei oftmaligem, gleichzeitigem Angebot verschiedener Futtersorten nicht erkennen, daß sie eine bevorzugt hätten; man kann vielmehr annehmen, daß das Bedürfnis nach Feuchtigkeit (saftiges Obst) oder die Bewegtheit des Objektes (Insekten) bei der Erstwahl eine Rolle spielt, viel eher als rein geschmackliche Vorzüge.

Wie alle vorwiegend dämmerungsaktiven Tiere haben Gerbillinen verhältnismäßig große, stark vorgewölbte *Augen* mit dunkel pigmentierter Sklera und ringförmiger Pupille. Besonders kleine Gerbillinen wie *Dipodillus dasyurus* und *Gerbillus pyramidum* scheinen weitgehend auf Bewegungssehen eingestellt zu sein. Ob und inwieweit Rennmäuse farbtüchtig sind, hatte ich keine Gelegenheit festzustellen, und es finden sich auch in der Literatur darüber keine Hinweise. Bei Erregung können die Augen merklich vorquellen.

Nach WISNER, LEGOUIX und PETER (1956) scheinen sie aber ein sehr gut differenziertes *akustisches* Unterscheidungs- bzw. Leistungsvermögen zu besitzen. EIBL-EIBESFELDT vermutet, daß *M. persicus* auch noch Töne im Ultraschallbereich hören



Abb. 13. Postnatale Auffaltung der Ohrmuschel bei *Meriones crassus* beim Neonaten (oben). Die ursprünglich zweifach eingeschlagene Ohrmuschel löst sich in dieser Zeit und gelangt zu voller Funktionsfähigkeit. Einerseits dient sie neben ihren akustischen Aufgaben dazu, durch Einfalten und Einrollen den Gehörgang vor Substratpartikeln beim Graben zu schützen, andererseits ist sie auch Ausdrucksorgan bzw. Stimmungsanzeiger beim adulten Tier (rechts). Die halbeingeknickten Ohrmuscheln des *Meriones crassus* zeigen eine entspannte Situation an.

kann, doch bin ich der Überzeugung, daß dies in unmittelbarem Kontakt mit den Artgenossen keine Rolle spielt, da die vokale Verständigung innerhalb einer Sozietät sich durchaus im menschlichen Hörbereich bewegt. Es wäre aber durchaus denkbar, daß diese Fähigkeit sehr wohl zum Orten und Lokalisieren von Feinden, vor allem über größere Distanzen besteht; wie ja auch die artspezifischen Trommelrhythmen bei Nachahmung die entsprechende Antwortreaktion auslösen, Geräusche von anderer Tonqualität hingegen (Maschineschreiben, Radio, Kreissäge) aber unbeachtet bleiben. Als besondere Ausdrucksbewegung ist neben dem Horchpeilen, vor allem bei *M. vinogradovi* das Einknicken der Ohrmuscheln als fein differenzierter Stimmungsanzeiger ausgebildet, wobei je nach Knickungswinkel — etwa analog zur differenzierten Mimik mancher Raubsäuger — die freundliche oder aggressive Stimmung des Tieres abgelesen werden kann (siehe auch Abb. 13).

Soziologie

EISENBERG (1966) charakterisiert die Gerbillinen als eine Gruppe, die ein weites Spektrum vieler verschiedenartiger sozialer Typen zeigt. Da das Sozialverhalten vor allem die abgestimmten Leistungen Artgleicher füreinander fordert, lassen sich bestimmte Verhaltenselemente — je nach Integrationsniveau im Sinne von TINBERGEN (1952) jenen Funktionskreisen zuordnen, die für den Zusammenhalt einer Gruppe wichtig sind.

Bis zu welchem Grad eine Gerbillinenart als sozial lebend angeprochen werden kann, läßt sich meist schon an ihrer *Körperzeichnung* ablesen, da laut FIEDLER (1964) die gesamte Körperoberfläche sowie deren Anhänge bei allen Säugetieren Ausdrucksorgan bzw. Ausdrucksmittel ist. So zeigen *Dipodillus dasyurus* und *Gerbillus pyramidum* eine Gesichtsmaske (Abb. 1a, 1b), die durch das Zusammenfließen weißer Flecken über den Augen, hinter den Ohren, an Kinn, Wangen und den Mundwinkeln entstanden ist und die möglicherweise als *Höhlengesicht* wirkt, d. h. eine optische Warnung für den Artgenossen bedeutet, wie es ABEL (1965) bei den streng territorialen *Blennius*-Arten der Adria beschreibt. Die Abbildungen jener Gerbillinenarten, welche WALKER (1964) als solitär lebend bezeichnet, zeigen ähnliche Masken; *Meriones* hingegen, die sozial leben, haben im Kopfbereich nur Flecken hinter den Ohren oder am Mundwinkel, anscheinend sind diese — phylogenetisch gesehen — „erhalten geblieben“ (Abb. 1d).

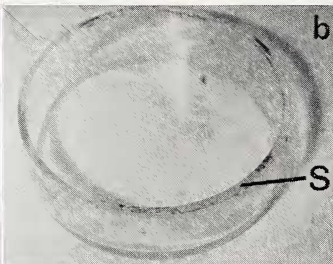
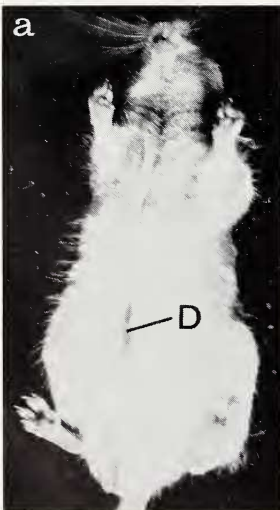


Abb. 14 a und b. Medioventral gelegenes Duftdrüsenfeld (D) bei einem *Meriones vinogradovi* ♂, — markierte Futterschüssel mit Sekretspuren (S), die deutlich als dunkle Stellen zu erkennen sind

Im Zusammenleben spielt ferner — wie bereits erwähnt — das Markieren eine bedeutsame Rolle. Alle von mir beobachteten Gerbillinenmännchen (bei *Meriones* auch Weibchen) besitzen, sobald sie geschlechtsreif geworden sind, an der Bauchseite ein medioventral gelegenes Drüsenfeld, das seitlich von borstenartig steifen Haaren umgrenzt ist. Das Drüsengebiet selbst zeigt meist dunkelbraune Färbung, ist haarlos und läßt bei



Abb. 15 (links). Gerbillus (*Dipodillus*) *dasyurus*. Typische Stellung beim Trommeln
Abb. 16 (rechts). Ohrenspiel von *Meriones vinogradovi* ♀ als Stimmungsanzeiger

leichter Vergrößerung warzige Erhebungen erkennen (Abb. 14). Das austretende Sekret, eine talgig-schmierige Substanz, ist meist gelblich gefärbt und strömt einen charakteristischen Geruch aus, der bei *Meriones vinogradovi* an jenen von Honigwaben erinnert. Probeschnitte von diesen Hautstellen zeigen bei *M. vinogradovi* und *G. pyramidum* ein Gemisch von Duft- und Talgdrüsen mit holokriner Sekretion (Färbung: Haematoxylin-Eosin bzw. Azokarmin). Diese Markierungsdrüse erfüllt einen doppelten Zweck: sie dient einerseits zum Markieren des Reviers, andererseits wirkt das Sekret sicher sozial bindend und man könnte direkt von einer *Pheromonwirkung* (ЕТКИН 1964) sprechen. So konnte ich wiederholt beobachten, daß frisch gesetzte Duftmarken des paarungswilligen Männchens in deutlich wahrnehmbarer Weise das Weibchen paarungsbereit machten. In einem beobachteten Fall (*M. vinogradovi*) war das vorher spröde Weibchen dadurch innerhalb von 1½ Stunden in den Oestrus gekommen.

Ist das Trommeln (Abb. 15) als akustisches Ausdrucksverhalten mit stark sozial bindender sowie stark territorialer Wirkung anzusehen, so kann das allen Gerbillinen gemeinsame ritualisierte Drohgraben als optische Reviermarkierung gegenüber Revierfremden einerseits, andererseits aber auch als Demonstration hierarchischer Überlegenheit (vor allem bei den sozial lebenden *Meriones*-Arten) gegenüber den Rangniederen angewendet werden.

Aus dem Bereich kindlicher Verhaltensweisen wäre das aus dem Speicheltrinken entstandene Schnauzenlecken zu nennen, das vor allem bei *Meriones*-Arten als zereemonieller Wangengruß bei der Begegnung der Sippenmitglieder verwendet wird, in-



Abb. 17. *Meriones vinogradovi* ♀ mit Jungen am Nest (PHOTO: F. KRAPP)



Abb. 18 a und b. *Meriones crassus* ♀ mit ca. 12 Tage alten Jungen (a), Familie am gemeinsamen Schlafplatz (b)

dem die Tiere einander gegenseitig an den weißen Mundwinkelflecken mit der Schnauze flüchtig berühren.

Das Kampfverhalten haben Gerbillinen auf zwei verschiedene Weisen ritualisiert: während es bei den solitären *D. dasyurus* — wie schon im Ethogramm beschrieben — aus dem anfänglichen gegenseitigen Androhen und Aufrichten zu jener merkwürdigen Umklammerung kommt (Abb. 9), die man als Walzertanzen bezeichnet, haben die sozial lebenden *Meriones*-Arten die Boxkämpfe entwickelt (Abb. 20 d).

Schließlich zeigen sich Unterschiede in der sozialen Struktur der Art am deutlichsten während der Fortpflanzungszeit, insbesondere bei der Jungenaufzucht. Bei *Dipod-*

dissus dasyurus beschränkt sich das Familienleben im wesentlichen auf Paarungszeit und Jugendentwicklung, und die Familie bleibt bis zur Geschlechtsreife der Jungen einigermaßen verträglich beisammen. Das Männchen wird auf keinen Fall während und nach der Geburt bis zum Sehendwerden der Jungen im Nest geduldet; später kann es sich — zumindest nach Beobachtungen in Gefangenschaft — unter Umständen an der Betreuung beteiligen. In einem beobachteten Fall durfte das Männchen wohl im selben Terrarium bleiben, sich aber den noch blinden Jungen nicht nähern. Später wohnte es im selben Nest und schlichtete auch Streitigkeiten zwischen den halbwüchsigen Männchen. Sobald die Jungen geschlechtsreif geworden sind, was nach Mitteilung von MENDELSSOHN nach ungefähr drei Monaten der Fall ist, werden die Familienmitglieder untereinander

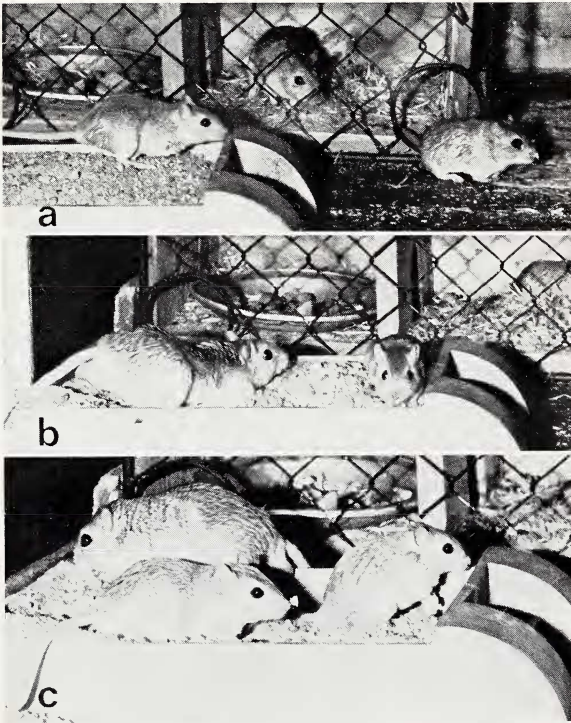


Abb. 19 a-c. *Meriones crassus*. Symbolgraben (a) und Markieren (b) des ranghöheren ♂. ♂ mit Jungen an der gemeinsamen Futterschüssel (c)

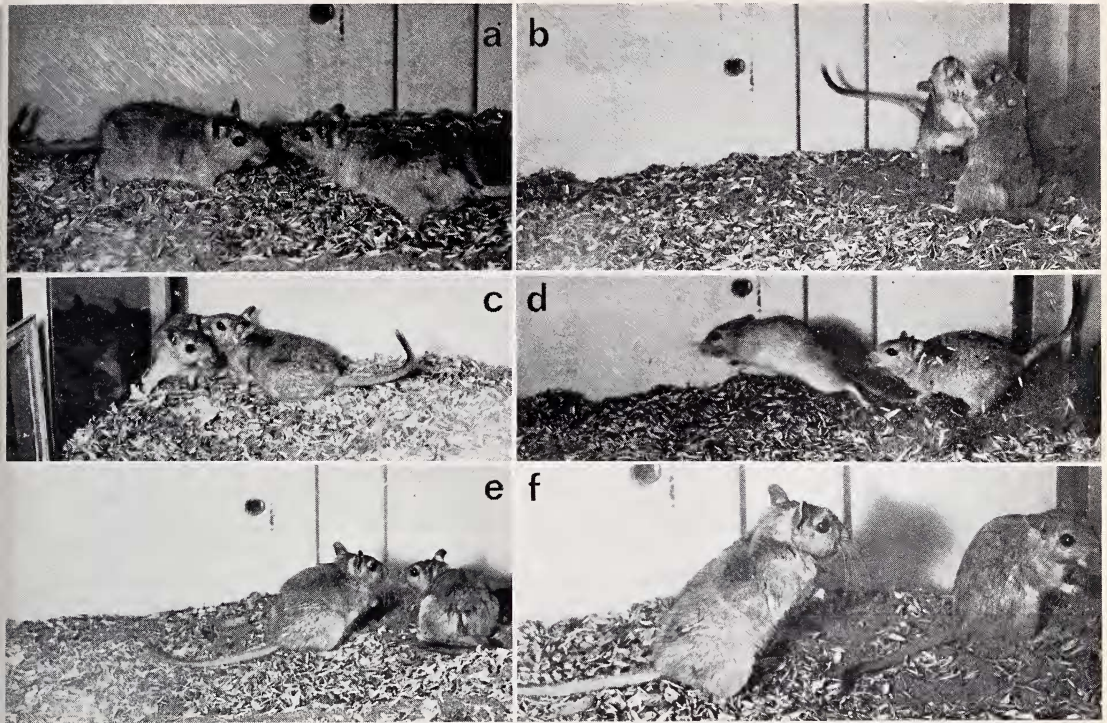


Abb. 20 a-f. *Meriones vinogradovi*. Kampfverhalten: typische „Boxkampfstellung“ (b), Demutstellung des Unterlegenen (f)

der sehr unverträglich, und man muß dann die Jungen unbedingt entfernen. Ob es vielleicht länger dauernde Bindungen als nur eine Saison zwischen den Geschlechtspartnern gibt, wäre — nach dem hier beobachteten Fall — nicht auszuschließen.

Innerhalb des Genus *Meriones* waren gewisse Entwicklungsstadien sozialer Integration zu beobachten. Bei *M. vinogradovi* (Abb. 17) halten die Mütter nach Möglichkeit die Männchen von den unbehaarten Jungen fern; späterhin — und hier ergeben sich auffallende Konvergenzen zu dem bei *D. dasyurus* beobachteten Fall — greifen die Männchen in die Rangordnungskämpfe der Jungen ein oder wenn diese den Eltern das Futter streitig machen wollen. Überhaupt scheint *M. vinogradovi* die Art mit geringster sozialer Bindung innerhalb des Genus zu sein. Junge Männchen werden mit Eintritt der Geschlechtsreife in heftige Revierkämpfe verwickelt und schließlich aus dem Heimatterritorium vertrieben. Bei *M. crassus* (Abb. 18) beteiligen sich die Väter von Anfang an intensiv an der Jungenbetreuung, werden im Nest geduldet und verteidigen die Jungen auch. *M. tamariscinus*-Männchen können nicht selten bei der Jungenbetreuung die Aufgaben des Weibchens weitgehend übernehmen, d. h. sie lösen die Mutter während der Säugepausen ab, wärmen und säubern die Jungen, tragen davonlaufende Junge wieder ein und verteidigen sie auch heftig. Bei dieser Art sah ich auch die Jungen bei Männchen öfters Speichel trinken, wie sie es sonst nur bei der Mutter taten.

Bei jenen Arten, bei denen die Jungtiere auch nach Erreichung der Geschlechtsreife im Familienverband bleiben, schafft das alte Männchen durch sein stetiges Eingreifen in die Auseinandersetzung zwischen den Jungtieren eine gewisse Rangordnung innerhalb der Familie und spielt dementsprechend die dominierende Rolle. Solange die

Jungen noch klein sind, steht das Weibchen in dieser Hierarchie an zweiter Stelle, wird aber später von den geschlechtsreif gewordenen jungen Männchen auf den dritten Platz verdrängt. Junge Weibchen aus dem eigenen Wurf oder auch junge, fremde Weibchen nehmen den letzten Platz ein. Diese Rangunterschiede innerhalb einer Familie oder Sippe lassen sich deutlich an den gemeinsamen Schlaf- und Futterplätzen beobachten (Rangordnungskämpfe, siehe auch Abb. 19). So kann der Ranghöhere dem Rangniederen jederzeit das Futter wegnehmen oder durch Drohgraben (Abb. 19a) von der Futterschüssel vertreiben; doch dürfen noch nicht geschlechtsreife Junge den alten Tieren jederzeit das Futter wegnehmen bzw. am selben Brocken mitfressen. Die Verteidigung der Familie gegen Feinde scheint ausschließlich Sache des alten Männchens zu sein.

Für die Sippenbildung (= dauernder Familienverband) ist es, wie schon EIBL-EIBESFELDT (1951b) bei *M. persicus* beobachtete, von entscheidender Bedeutung, daß die Jungtiere mit den Geschwistern und Eltern intensiv spielen, weil dadurch die Kontaktfähigkeit gefördert wird. Spielbalgen, soziales Putzen und Fluchtspiele waren zu beobachten. Dieses Verhalten zeigen *Dipodillus*-Junge nur andeutungsweise. Bis zu welchem Grad eine Art Instinkthandlungen ritualisiert hat, ist ebenfalls ein verlässlicher Hinweis auf ihre Sozialstruktur. *Meriones*-Arten dürften — wenn man die bereits vorhandene Literatur in die Bewertung miteinbezieht (PETTER; RAUCH; SALZMANN; EIBL-EIBESFELDT), in dieser Hinsicht das höchste Niveau erreicht haben. An der Basis dieser stammesgeschichtlichen Entwicklungsreihe innerhalb des Genus dürften die wenig sozial bzw. die solitär lebenden Kleingerbillinen stehen. Ist z. B. bei *D. dasyurus* auch während der Fortpflanzungszeit eine starke Aggressivität gegen den Partner zu beobachten, sowie mit dem Eintreten der Geschlechtsreife bei den Jungtieren die baldige Auflösung des Familienverbandes, so ließe sich hingegen innerhalb des Genus *Meriones* die stufenweise Integration zur Sippenbildung über Großfamilien (*M. crassus*) zu Familienkolonien (*M. tamariscinus*) bis zu den Riesenkolonien von *Rhombomys opimus* verfolgen, welche in der Dauerhaftigkeit des Sozialgefüges den höchsten Grad erreicht haben dürften.

Zusammenfassung

Im Verlauf von 4 Jahren wurden die Gerbillinenarten *Gerbillus* (*Dipodillus*) *dasyurus*, *Meriones vinogradovi*, *M. crassus* und *M. tamariscinus* in Gefangenschaft gehalten, gezüchtet und vergleichend beobachtet. Die Tiere stammten aus dem vorderasiatischen Verbreitungsgebiet der Unterfamilie, *Dipodillus* aus der Negev-Wüste in Israel. Bei *Dipodillus* ist es erstmals gelungen, diese Tiere in Gefangenschaft zur Fortpflanzung zu bringen; deren Jugendentwicklung — unter Auswertung der Filme von KOENIG (1960) — sowie jene der drei genannten *Meriones*-Arten ergänzen die Ethogramme.

Entspricht das Verhalten der Gerbillinen im allgemeinen auch weitgehend dem Nagetierschema (EIBL-EIBESFELDT), so lassen sich daraus doch gewisse Schlüsse auf verwandtschaftliche Besonderheiten einerseits sowie auf bestimmte Anpassungserscheinungen an das Leben unter extremen Bedingungen andererseits ableiten, wie sich dies z. B. bei drei Arten der Reviermarkierung zeigt, die optisch durch Drohgraben, akustisch durch artspezifisch unterschiedliche Trommelrhythmen und geruchlich durch ein Sekret, das aus einem medioventral gelegenen Drüsenfeld stammt, zeigt. Diese Markierungsdrüse war im männlichen Geschlecht bei allen beobachteten Arten festzustellen, bei *Meriones vinogradovi* auch bei den Weibchen.

Im sozialen Verhalten zeigt sich die Tendenz zur Entwicklung dauernd sozial lebender Formen (*Meriones*), die phylogenetisch ursprünglicheren Gerbillinen wie *Dipodillus* kann man als solitär lebend bezeichnen. Dieselbe Tendenz wird auch im Verhalten den Jungen gegenüber deutlich; bei *Dipodillus* erfolgt die Betreuung des Wurfs in der Regel fast ausschließlich durch das Weibchen, bei *Meriones*-Arten beteiligen sich mehr oder weniger intensiv beide Eltern daran. Bei allen tritt als kindliche Verhaltensweise „Speicheltrinken“ (bei den Eltern) auf, das unter den erwachsenen Tieren in ritualisierter Form als Grußgeste dient. Eine ritualisierte Verhaltensweise ist auch das „Drohgraben“. Zwei unterschiedliche Kampfriten haben Gerbillinen für arteigene Auseinandersetzungen entwickelt: das „Walzertanzen“ bei *Dipodillus* und den „Boxkampf“ bei *Meriones*.

Summary

Observations on the biology of some Gerbillinae (Jirds), especially of Gerbillus (Dipodillus) dasyurus, (Myomorpha, Rodentia) in captivity. I. Behaviour

During a 4-year-period the following gerbil species *Gerbillus (Dipodillus) dasyurus*, *Meriones vinogradovi*, *M. crassus* and *M. tamariscinus* have been observed comparatively and bred in captivity. The animals came from the Near Eastern region of the wide-spread distribution of this subfamily. *M. vinogradovi* probably from Turkey, *D. dasyurus* and *M. tamariscinus* from the Negev-Desert of Israel.

For the first time a complete ethogram of *Dipodillus* is given, including sexual behaviour and the development of the young; the youth-development was completely observed including the interpretation of two films made by KOENIG (1960) as well as that of the three *Meriones*-species mentioned above.

The *behaviour* of Gerbils in general is largely according to that of all rodents although it can be judged on certain peculiarities within the relationship as well as on certain adaptations to life under extreme conditions. This is e.g. shown in three kinds of marking the territory: Gerbils for this use three different methods: optically by "ceremonial digging", acoustically by "drumming rhythm" — which differ from species to species in their frequency —, and olfactory by marking the territory with a secretion of their midventral gland area.

Social behaviour shows a tendency to develop permanent social groups as e. g. in *Meriones*; phylogenetical more basic forms as the genus *Gerbillus* can be regarded living solitary. The same tendency from solitariness to the building of social groups can be observed in the behaviour between parents and young: in *Dipodillus* generally only the females take care of the litter. In all *Meriones* species observed both sexes have been watched in taking care of the young, more or less intensively. In all Gerbil species the young show "mouth-licking" as an infantile behaviour which serves as greeting gesture between adults in a more ritualized form. As a ritualized behaviour too the "threatening digging" must be regarded.

For their intraspecific fights Gerbils have developed two different fighting rites, the "waltzing" in *Dipodillus* which can be regarded as a more specialized and modified form of the common "boxing" in *Meriones*.

Literatur

- ABEL, E. F. (1964): Freiwasserstudien zur Fortpflanzungsbiologie zweier Mittelmeerfische, *Blennius canavae* Vinc. und *Blennius inaequalis*. Z. Tierpsychol. 21, 205—222.
- AHARONI, B. (1932): Die Muriden von Palästina und Syrien. Z. Säugetierkunde 7, 166—240.
- ALLEN, G. M. (1915): Mammals obtained by the Philipp Palestine Exp. Bull. Mus. Comp. Zool. Camb. Mass. 59, 3—14.
- (1954): A Checklist of African Mammals. Bull. Mus. Comp. Camb. Mass. 83, 1—763.
- ASCHOFF, J.; MEYER-LOHMANN, (1954): Die 24-Stunden-Periodik von Nagern in natürlicher und künstlicher Beleuchtung. Z. Tierpsychol. 11, 476—487.
- BODENHEIMER, F. S. (1955): Animal life in Palestine. Jerusalem.
- BOURLIERE, F. (1951): The natural history of Mammals. London.
- BUXTON, P. A. (1923, 1955): Animal life in desert. London: Arnold Publ.
- CHAWORTH-MUSTERS, J.; ELLERMAN, J. R. (1947): A revision for the genus *Meriones*. Proc. Zool. Soc. London. 117.
- DIETERLEN, F. (1962): Geburt und Geburtshilfe bei der Stachelmaus *Acomys cabirinus*. Z. Tierpsychol. 19, 191—222.
- EIBL-EIBESFELDT, I. (1951 a): Beobachtungen zur Fortpflanzungsbiologie und Jugendentwicklung des Eichhörnchens (*Sciurus vulg.*). Z. Tierpsychol. 8, 370—400.
- (1951 b): Gefangenschaftsbeobachtungen an der persischen Wüstenmaus (*Meriones persicus* Blanf.). Z. Tierpsychol. 8, 400—432.
- (1957): Das Verhalten der Nagetiere. Handb. Küenth. Zool. 8 (10, 13), 1—88.
- EISENBERG, J. F. (1966): The social organization of mammals. Handb. Zool. Küenth. 8 (10, 7), 1—92.
- ELLERMAN, J. R. (1941): The families and genera of living rodents. Brit. Mus. London. 2.
- ELLERMAN, J. R.; MORRISON-SCOTT, T. C. S. (1951): A checklist of Palearctic and Indian Mammals. Brit. Mus. (Nat. Hist.). London.
- FIEDLER, W. (1964): Die Haut der Säugetiere als Ausdrucksorgan. Stud. Gen. 17, 362—390.
- HARRISON, D. L. (1956): Gerbils from Iraq with a description of a new gerbil. Journ. Mammal. 37, 417—422.
- HEIM DE BALSAC, H. (1943): Mission Th. Monod. Genre nouveau de rongeur (Gerbillinae), de Mauretanie. Bull. Mus. Nat. Hist. 2, 15, 287—288.
- HEPTNER, W. G. (1931 a): Notizen über Gerbillinae (Mammalia). Zool. Anz. 94, 119—122.
- (1931 b): Über die Benennung der transkaukasischen Wüstenmäuse der *meridianus-erythraeus*-Gruppe. Zool. Anz. 94, 273—276.

- HEPTNER, W. G.; MORSOVA-TUROVA; ZALKIN (1956): Die Säugetiere der Schutzwaldzone. Berlin: VEB Dt. Vlg. Wiss.
- HOESCH, W. (1960): Über die Tierwelt im Gebiet der südwestafrikanischen Wanderdünen. Natur u. Volk 90, 252—264.
- KIRCHSHOFER, R. (1956): Freilandbeobachtungen und Gefangenschaftsbeobachtungen an der nordafrikanischen Rennmaus *Gerbillus nanus*. Z. Säugetierkunde 23, 33—49.
- KOENIG, L. (1960): Das Aktionssystem des Siebenschläfers (*Glis glis* L.). Z. Tierpsychol. 17, 427—505.
- LEGOUX, J. P.; PETTER, F.; WISNER, A. (1954): Étude de l'audition chez les mammifères à bulles tympaniques hypertrophées. Mammalia 3.
- LORENZ, K. (1951): Ausdrucksbewegungen höherer Tiere. Naturwiss. 38, 113—116.
- MATTHEY, R. (1957): Cytologie et taxonomie du genre *Meriones* Illiger (Rodentia, Muridae, Gerbillinae). Sgtdkl. Mittlg. 5, 145—150.
- MEASROCH, V. (1954): Growth and reproduction of two species of Gerbils, *Tatera brantsi* and *Tatera afra*. Proc. Zool. Soc. London. 124.
- PETTER, F. (1951): Contribution à l'étude de *Meriones vinogradovi* Heptner 1931 (Rongeurs, Gerbillides). Mammalia 19, 391.
- (1952b): Note sur la systematique de quelques rongeurs désertiques. Proc. Int. Symp. on Des. Res. Jerusalem.
- (1953): Note préliminaire sur l'écologie et l'éthologie de *Meriones libycus* (Rongeurs, Gerbillidae). Mammalia 17, 281.
- (1956a): Caractères comparés de *Gerbillus allenbyi* et de deux autres espèces du sous-genre *Gerbillus*. Mammalia 20, 231—237.
- (1957): Liste commentée des espèces des Gerbillides de Palestine. Mammalia 21, 241.
- (1956b): Evolution du dessin de la surface d'usure de molaires de *Gerbillus*, *Meriones*, *Pachyuromys* et *Sekeetamys*. Mammalia 20, 419—426.
- (1961): Repartition géographique et écologie des rongeurs désertiques (du Sahara occidental à l'Iran oriental). Mammalia 25.
- PETTER, F.; SEYDAN; MOUSTACHFI (1957): Données nouvelles sur la repartition des Gerbillides et de quelques autres rongeurs en Iran et en Iraq. Mammalia 21, 111—120.
- RAUCH, F. (1956): Zum Verhalten von *Meriones tamariscinus*. Z. Säugetierkunde. 22.
- SALZMANN, R. Ch. (1963): Beiträge zur Fortpflanzungsbiologie von *Meriones shawi* (Mammalia, Rodentia). Rev. Suisse. Zool. 70, 343—452.
- ŠEBEK, Z. (1960): Neue Artkriterien bei den Mäuseartigen (Fam. Muridae). Symp. theriol. Brno. 318—325.
- SETZER, H. (1952): Notes on mammals from the Nile Delta Region of Egypt. Proc. Nat. Mus. Wash. 102 (3306), 343—369.
- SHILLITO, E. (1963): Exploratory behaviour in the short tailed vole *Microtus agrestis*. Beh. 21, 145—154.
- SIMPSON, G. G. (1945): The principles of classification of mammals. Am. Mus. Nat. Hist. 85.
- TEMBROCK, G. (1964): Verhaltensforschung. 2. Aufl. Jena: G. Fischer.
- THENIUS, E.; HOFER, H. (1961): Stammesgeschichte der Säugetiere. Heidelberg: Springer.
- THOMAS, O. (1908): Psammomys of the alluvial soil of the Nile Delta. Ann. and Mag. Nat. Hist. 2, 91—92.
- TINBERGEN, N. (1952): Instinktlehre. Hamburg u. Berlin: Paul Parey.
- (1955): Tiere untereinander. Hamburg u. Berlin: Paul Parey.
- TULLBERG, T. (1899): Über das System der Nagetiere. Upsala.
- WALKER, E. et al. (1964): Mammals of the world. Baltimore Press.
- WASSIF, K. (1954): The bushy tailed gerbil *Gerbillus caulurus* Thomas of South Sinai. Journ. Mammal. 35, 243—248.
- WISNER; LEGOUX; PETTER, F. (1954): Étude histologique de l'oreille et un rongeur à bulles tympaniques hypertrophées: *Meriones crassus*. Mammalia 17, 371—374.
- WOOD, A. E. (1955): A revised classification of the rodents. Journ. Mammal. 36, 2.
- ZAHAVI, A.; WAHRMANN, J. (1955): Cytological contribution to the phylogeny and classification of the rodent genus *Gerbillus*. Nature. 175, 600—602.
- (1957): The cytotaxonomy, ecology and evolution of the gerbils and jirds of Israel (Rodentia, Gerbillinae). Mammalia 21, 341.

Filme

- EIBL-EIBESFELDT, I. (1953): *Meriones persicus* (Blanf.) Graben, E 20.
- KOENIG, O. (1960): *Dipodillus dasyurus* — Geburt und noch nicht sehende Jungtiere, E 605.
- (1960): *Dipodillus dasyurus* — Sehende Junge, E 606.

Anschrift der Verfasserin: Dr. URSULA FIEDLER, Hadikgasse 112/13, A — 1140 Wien